

La région pelvi-cloacale de *Dibamus* (Squamata, Reptilia). Nouvelle contribution à sa position systématique

par Jean-Pierre GASC et Sabine RENOUS *

Résumé. — L'étude de tous les composants anatomiques de la région pelvi-cloacale de *Dibamus* apporte des arguments nouveaux dans le débat concernant la position systématique de ce Squamate.

Il a toujours été difficile d'inclure dans les familles de Sauriens les formes à membres réduits. En effet, ces dernières présentent non seulement une mosaïque de caractères, mais aussi de profondes modifications, liées aux relations différentes entretenues avec le milieu. C'est pourquoi il ne nous paraît pas possible de placer *Dibamus* dans une famille de Sauriens, bien que certaines affinités avec les Pygopodidés puissent être dégagées. En outre, les caractères avancés par les auteurs pour inclure *Dibamus* parmi les Serpents nous paraissent relever du domaine de la convergence.

Il n'est pas exclu qu'en envisageant un plus grand nombre de caractères et en considérant les formes maintenues jusqu'alors en marge, l'ensemble de la classification des Squamates ne soit remise en question, pour rendre compte de la grande richesse évolutive du groupe.

Abstract. — The study of all the anatomical components of the pelvi-cloacal region brings new arguments in the debate about the systematic position of this Squamate.

The classification of the forms with reduced limbs rises great difficulties. They show at once a mosaic of characters and important modifications, in connection with their particular environmental relationships. For instance, even if *Dibamus* shares some features in common with the Pygopodids, it could not be placed among any Saurian family. Besides, the characters chosen by diverse authors to support its inclusion among the Snakes, are relevant for us to convergence.

We may suspect that, in the future, with an increased number of characters and the study of problematical forms, the whole classification of the Squamata will be revised to express all the evolutive capacities of the group.

INTRODUCTION

Le genre *Dibamus* représente à lui seul une lignée de Squamates depuis longtemps engagée dans la voie serpentiforme. C'est du moins ce que suggèrent les caractères jusqu'ici étudiés. En effet, considérés isolément, ces caractères conduisent à des rapprochements variés qui placent *Dibamus* au voisinage de groupes systématiques parfois éloignés. Sa position systématique n'a d'ailleurs cessé d'être discutée depuis le XIX^e siècle. D'abord proposé comme Saurien, il fut rangé dans l'ensemble scincomorphe ; DUMÉRIL et BIBRON (1839) en faisaient avec les Anelytropsidés un « Scincoïdien typhlophthalme ». Considéré

* Laboratoire d'Anatomie comparée, Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue Buffon, 75005 Paris.

comme l'extrémité d'un rameau seinoïde jusqu'au milieu du xx^e siècle, UNDERWOOD (1957) le rapprocha ensuite des Gekkotiens dans lesquels étaient inclus les Pygopodidés. Si un tel classement apportait des arguments intéressants il n'était pas encore convaincant. Aussi l'appartenance de *Dibamus* à l'ensemble des Sauriens fut-elle mise en doute (GASC, 1968) avant que d'autres travaux anatomiques sur l'encéphale et le crâne (SENN et NORTHCUTT, 1973 ; HAAS, travail en cours) ne mettent en relief les caractères communs avec les Serpents, notamment des formes souterraines comme les Typhlopodés.

Dibamus, autrefois peu connu, conquiert de plus en plus l'intérêt des Zoologues. Sa répartition géographique paraît relativement restreinte puisqu'il est localisé aux îles Moluques, Célèbes et Nicobars, en Nouvelle-Guinée et en Inde. La répartition des Pygopodidés est également limitée ; on les trouve en Nouvelle-Guinée et en Australie. Les Seinoïdés occupent l'Australie, l'Indonésie et de nombreuses îles du Pacifique tandis que les Typhlopodés sont présents sur tous les continents et dans les deux hémisphères jusqu'à une latitude supérieure à 40° .

Par la mosaïque de ses caractères, *Dibamus* illustre bien la difficulté de l'étude des Squamates serpentiformes : des traits anatomiques sont partagés avec d'autres reptiles probablement pour des raisons phylogénétiques, mais le doute subsiste pour certains qui peuvent être associés soit à l'organisation serpentiforme soit au mode de vie souterrain.

La comparaison avec des Squamates de structure apparemment voisine doit prendre en compte le fait que la tendance apode s'est manifestée de façon indépendante (GASC, RENOUS, 1976) dans les différentes lignées de ces Lépidosauriens et que les rapports entre les caractères impliqués dans cette tendance sont, semble-t-il, chaque fois différents.

La région pelvi-éloaeale, qui constitue une charnière entre plusieurs systèmes anatomiques, nous a paru très importante à considérer chez cet animal d'autant plus que son organisation nous est maintenant connue chez de nombreux Squamates serpentiformes (RAYNAUD, GASC, RENOUS & PIEAU, 1973, 1975 ; GASC, RENOUS, 1974 ; RENOUS, 1977).

I. MORPHOLOGIE EXTERNE

Dibamus est un Squamate d'allure serpentiforme dont le corps allongé, de diamètre pratiquement constant, ne montre pas de rétrécissement caudal marqué. L'extrémité de la queue est arrondie, ressemblant ainsi à l'extrémité céphalique (fig. 1). L'écaillage (écailles cyclo-hexagonales imbriquées) est homogène sur tout le corps. Toutefois, dans la région de la lèvre craniale du cloaque, une rangée de 3 écailles plus grandes précède la rangée d'écailles préanales proprement dites, qui sont très petites. De chaque côté de ces 3 écailles une dépression est visible chez la femelle, alors que chez le mâle apparaît l'extrémité en forme de nageoire des appendices. La longueur totale des neuf exemplaires étudiés est comprise entre 170 et 200 mm¹ ; la queue représente moins du tiers de cette longueur, proportion qui rappelle celle des Seinoïdés souterrains tels que *Acontias* et *Typhlosaurus*. Il semble que les mâles possèdent une queue relativement plus longue (16 à 17 % de la longueur totale) que celle des femelles (12 %), du moins lorsqu'elle n'a pas subi d'autotonie. L'allongement du corps de l'animal est en rapport avec le nombre élevé de vertèbres présacrées.

1. Nous remercions ici le Dr H. SAINT-GIRONS, Directeur de Recherche au Centre national de la Recherche scientifique, qui nous a donné les spécimens étudiés.

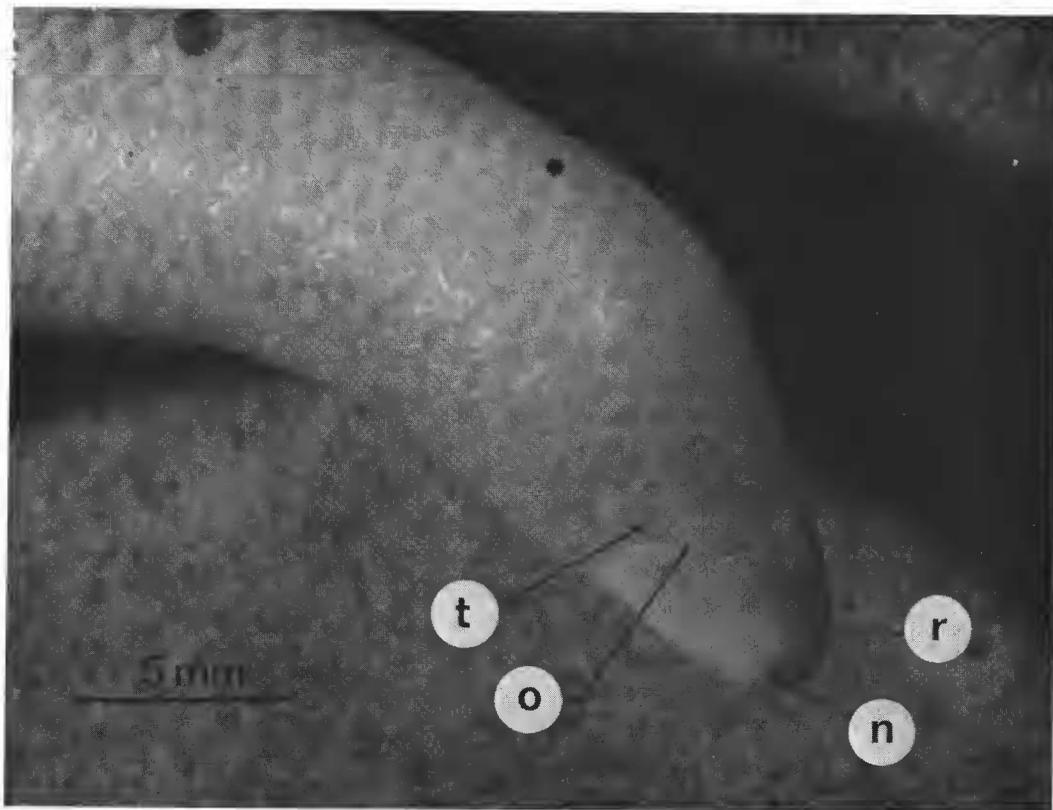


FIG. 1. — Extrémité céphalique.

n., narine externe ; o., écaille oculaire avec l'œil ; r., rostre arrondi ; t., écaille temporale.

Il dépasse 110 unités et constitue la limite supérieure atteinte par les Sauriens, au-delà donc des Scincidés souterrains, *Typhlosaurus vermis* (107), et des Pygopodidés souterrains, *Aprasia* (110) (HOFFSTETTER et GASC, 1969).

II. MORPHOLOGIE INTERNE (DU MÂLE)

OSTÉOLOGIE

1. Axe vertébral

Le sacrum est constitué de deux vertèbres dont les pleurapophyses, très courtes, fusionnent sur toute leur longueur (pas de foramen sacrale) formant l'articulation ilio-sacrée principale. Malgré l'absence de données embryologiques on peut supposer que ces

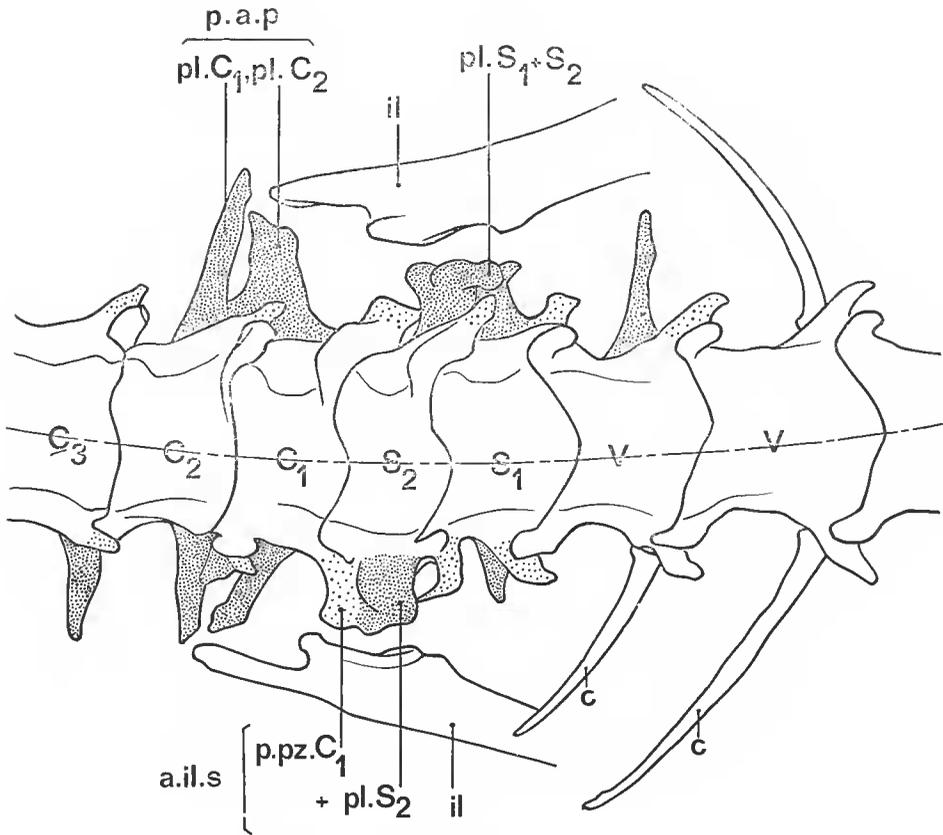


FIG. 2. — Sacrum dissymétrique (vue dorsale).

a.il.s., articulation ilio-sacrée (entre il., ilion et p.pz.C₁, processus prézygapophysaire de la première vertèbre caudale soudé à pl.S₂, pleurapophyse de la seconde vertèbre sacrée, d'une part, ou pl.S₁ et pl.S₂, les pleurapophyses des deux vertèbres sacrées) ; p.a.p., point d'appui postérieur entre il., ilion et pl.C₁, pleurapophyse de la première vertèbre caudale ; et pl.C₂, pleurapophyse de la seconde vertèbre caudale ; e., les dernières côtes du tronc ; C₁, C₂, C₃ ... les premières vertèbres caudales ; S₁ et S₂, les deux vertèbres sacrées ; V₁₁₂ et V₁₁₁, les deux dernières vertèbres présacrées.

pleurapophyses représentent, comme chez les Sauriens, les côtes sacrées. Les pleurapophyses des deux premières vertèbres caudales, longues et dirigées ventro-latéralement, atteignent le bord postérieur de l'ilion et sont responsables de liaisons supplémentaires entre ce dernier et l'arc vertébral. Le processus prézygapophysaire de la deuxième vertèbre caudale vient s'appliquer obliquement vers l'avant sur les côtes sacrées et peut entrer en contact avec l'ilion. Comme il est fréquent chez les Sauriens, la composition du sacrum peut être asymétrique, à titre de variation individuelle. Dans le cas où la première vertèbre sacrée ne participe plus à l'articulation ilio-sacrée, le processus prézygapophysaire de la première caudale s'unit à la côte de la deuxième sacrée pour réaliser cette articulation (fig. 2).

La pleurapophyse de la première vertèbre caudale porte une lame sur sa face dorsale,

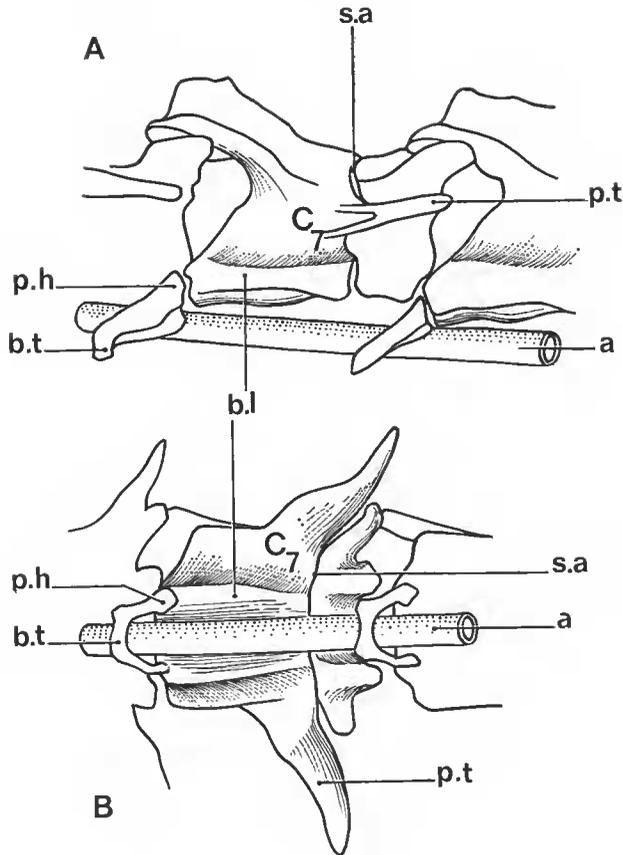


FIG. 3. — Vertèbres caudales (au niveau de la 7^e) : A, vue latérale ; B, vue ventrale.

a., aorte ; b.l., bourrelets longitudinaux ; b.t., barre transversale des hémaphysaires ; p.h., pédicelles hémaphysaires ; p.t., processus transverse ; s.a., scissure autotomique.

et celle de la deuxième caudale un simple relief. Elle correspond à deux lymphapophyses. Les premières hémaphysaires apparaissent entre la quatrième et la cinquième vertèbre caudale. La face ventrale du centrum des vertèbres caudales montre deux bourrelets longitudinaux s'épaississant vers l'arrière et recevant chacun la base d'un pédicelle hémaphysaire. Distalement les pédicelles s'unissent pour former une barre transversale, et non pas un prolongement médio-ventral (fig. 3). La première fissure autotomique se situe au niveau de la septième vertèbre caudale et, passant en avant du processus transverse, elle partage ce dernier en deux parties inégales (fig. 3).

La dernière vertèbre présacrée porte une paire de côtes courtes (qui peuvent être ankylosées). Les trois paires précédentes, de longueur croissante vers l'avant, recouvrent la moitié ventrale de l'ilion et ne possèdent pas de segments cartilagineux distaux (sternocostaux) comme les autres côtes de la région postérieure du tronc (fig. 4).

2. Ceinture pelvienne (fig. 4)

Aucune suture ne partage la ceinture ; il n'est donc pas possible de reconnaître trois constituants. La cavité acétabulaire étant située dans la portion tout à fait ventrale de cette pièce unique, on est en droit de penser que l'ilion en constitue la majeure partie. La lame iliaque est élargie au niveau de l'attache sacrée et montre un processus postéro-ventral. Elle est orientée vers l'avant en direction ventrale et légèrement en dehors et elle s'épaissit au voisinage de la cavité acétabulaire. Celle-ci est largement ouverte sur le bord postérieur de l'os. Ventralement la ceinture prend une section triangulaire avec un angle antérieur, un angle postéro-latéral et un postéro-médial accentué par la présence d'un processus très saillant. Dans sa partie antérieure, on observe une perforation circulaire de l'os empruntée par le nerf obturateur.

3. Le membre

Le fémur est situé dans un plan parasagittal ; toutefois son extrémité distale se porte un peu ventralement et en dehors. La tête, peu distincte de la diaphyse, repose par sa face médiale dans l'acétabulum. Le trochanter naît sur le bord ventral et se dirige médio-dorsalement. La face latérale de l'os est occupée dans son tiers proximal par une crête et dans sa moitié distale par une dépression en gouttière (fig. 4 et 5). Les condyles articulaires pour le zeugopode sont terminaux.

Tibia et péroné sont distincts proximatement ; ils s'unissent dans la moitié distale et s'articulent avec une pièce conique.

4. Les compléments tendino-aponévrotiques

On reconnaît deux parties dans l'ensemble fibreux qui relie les pièces squelettiques à la paroi ventrale du corps. Une première établit un pont entre la face médiale de l'ilion, au-dessous de l'articulation ilio-sacrée principale, et l'origine fibreuse du muscle transverse ventral de la ceinture. Une seconde unit cette dernière région à la commissure cloacale par deux brides superposées. Il s'établit donc, chez *Dibamus*, un même type de relation que chez les autres Sauriens, entre trois points : portion dorsale de l'ilion, origine du muscle transverse ventral de la ceinture et commissure cloacale.

Toutefois, la partie iliaque bifurque et envoie aussi une bride à l'extrémité proximale du tibia, ce qui limite les possibilités de mouvement de ce dernier.

MYOLOGIE

1. Les muscles de la charnière tronco-sacrée

Épissime

L'ilio-costal du tronc comporte, dans sa région postérieure, trois parties. Une première, la plus dorsale, est constituée de faisceaux d'origine antérieure costale qui passent sans relais

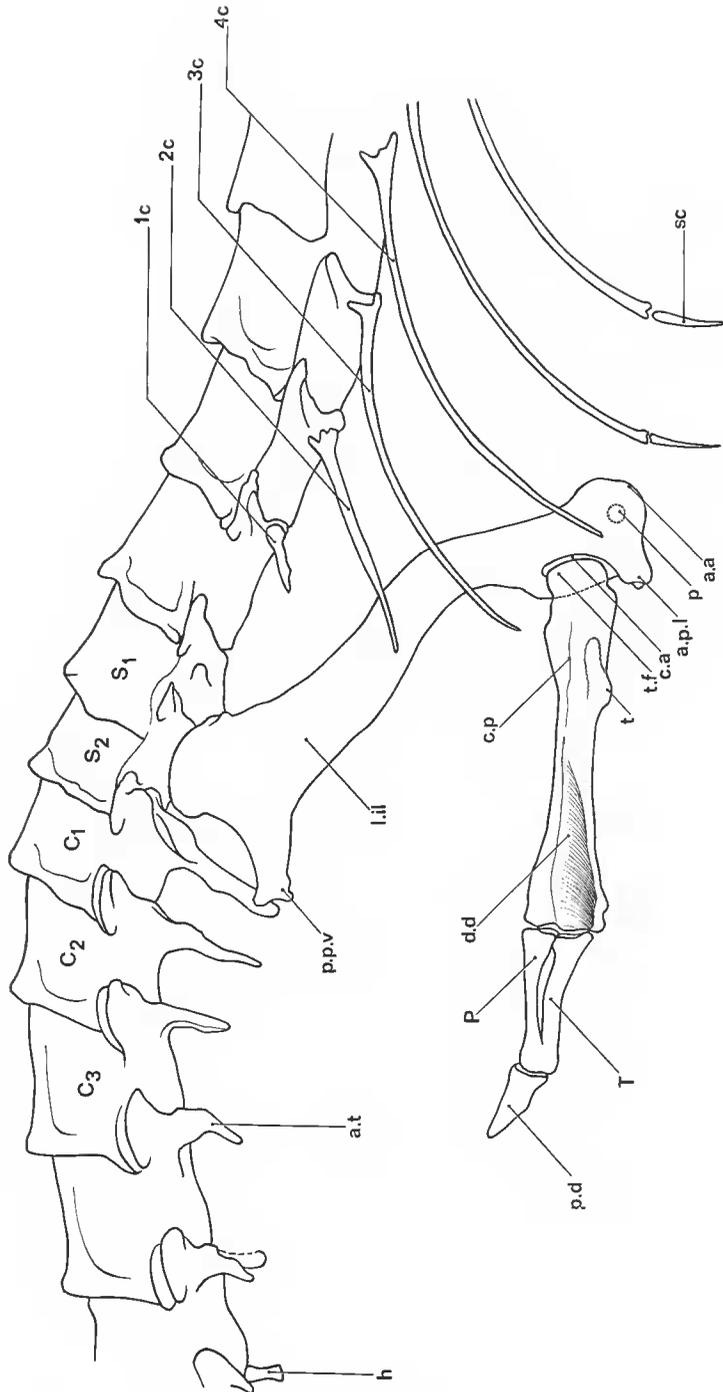


FIG. 4. — Ostéologie de la région pelvienne (vue latérale) — membre postérieur droit.

a.a., angle antérieur de l'extrémité ventrale de la ceinture ; a.p.l., angle postéro-latéral de l'extrémité ventrale de la ceinture ; a.t., apophyse transverse ; C₁, C₂, C₃ ... premières vertèbres caudales ; c.a., cavité acétabulaire ; c.p., crête proximale du fémur ; 1c, 2c, 3c... dernières côtes du tronc ; d.d., dépression distale du fémur ; h., hémaphyse ; l.il., lame iliaque ; p., perforation de l'extrémité ventrale de la ceinture ; P., péroné ; p.d., pièce conique distale du membre pelvien ; p.p.v., processus postéro-ventral de l'ilion ; S₁ et S₂, vertèbres sacrées ; sc., sternocostaux ; t., trochanter fémoral ; T., tibia ; t.f., tête fémorale.

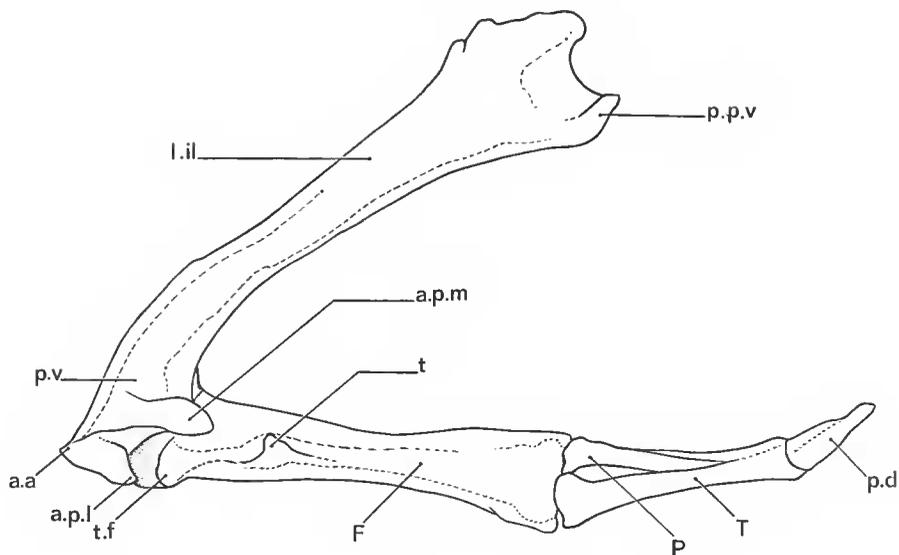


FIG. 5. — Ostéologie de la région pelvienne (vue médiale).

a.a., angle antérieur de la partie ventrale de la ceinture ; a.p.l., angle postéro-latéral ; a.p.m., angle postéro-médial ; F., fémur ; l.il., lame iliaque ; p.d., pièce conique distale ; p.p.v., processus postéro-ventral de l'ilion ; p.v., partie ventrale de la ceinture ; P., péroné ; t., trochanter fémoral ; T., tibia ; t.f., tête fémorale.

latéralement par rapport à l'ilion. Chaque faisceau entre en relation avec un tendon du long dorsal et le dernier se termine en biseau à la base de la queue.

Une seconde comprend des faisceaux issus des côtes les plus postérieures du tronc, à l'exception des trois dernières. Ils passent sans relais et se fondent dans la masse de l'ilio-costal de la queue.

Une dernière se compose de deux courts faisceaux détachés des deux dernières côtes du tronc. Ils gagnent le bord ventral de la pointe caudale de l'ilion (fig. 6).

Les faisceaux constitutifs du muscle long dorsal couvrent 5 espaces intervertébraux, entre leur origine caudale et profonde sur le processus prézygapophysaire et leur tendon terminal bifurqué superficiel dont la branche latérale est en continuité avec un faisceau de l'ilio-costal du tronc (GASC, 1968, fig. 12).

Hyposome

Le muscle oblique externe (fig. 6) comprend deux couches issues des côtes, à l'exception des deux dernières. Elles convergent vers l'arrière sur une lame fibreuse ventrale qui se divise en deux parties : l'une gagne le raphé médian qui sépare deux massifs glandulaires appliqués contre la face ventrale des cuisses, l'autre contourne le fémur par sa face ventrale en direction médiale et se fixe sur le processus postéro-médial de la ceinture.

Le muscle droit abdominal se compose de deux couches (fig. 6). La couche superficielle (*m. rectus abd. superficialis*) s'accôle vers l'arrière à la partie de l'oblique externe qui con-

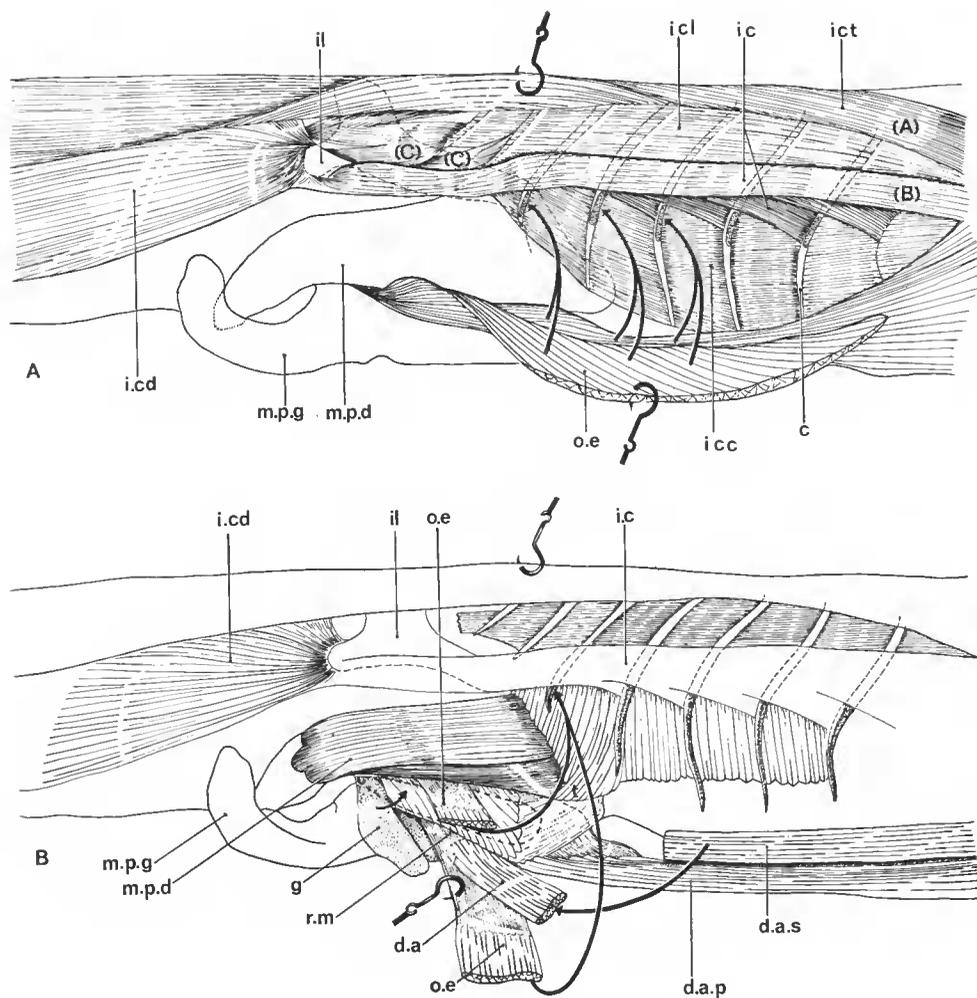


FIG. 6. — Organisation de l'ilio-costal et des muscles de l'hyposome au niveau de la charnière troneo-sacrée : A, partie dorsale de l'ilio-costal du tronc (i.C.t.) ; B, partie ventrale de l'ilio-costal du tronc se fondant dans la masse de l'ilio-costal de la queue (I.cd.) ; C, les deux faisceaux courts de l'ilio-costal du tronc gagnant l'ilion.

d.a., m. droit abdominal ; d.a.p., m. droit abdominal profond ; d.a.s., m. droit abdominal superficiel ; g., glande précloacale ; m.p.d., membre postérieur droit ; m.p.g., membre postérieur gauche ; o.e., m. oblique externe ; r.m., raphé médian ; t., transverse.

tourne le fémur. La couche profonde (*m. rectus abd. profundus*) se fixe sur une lame fibreuse qui unit le processus postéro-médial de la ceinture au raphé médian.

En arrière de l'oblique externe apparaît le muscle transverse de l'abdomen dont les dernières fibres s'appliquent sur l'extrémité ventrale de la ceinture et s'attachent avec l'oblique externe sur le processus postéro-latéral de celle-ci (fig. 6).

2. Les muscles de la charnière sacro-caudale

Épisome

Le muscle ilio-costal de la queue naît du processus postéro-ventral de l'ilion et gagne vers l'arrière les apophyses transverses. Le long dorsal, dépassant la base de la queue, se termine au niveau de la huitième vertèbre caudale.

Hyposome

Le muscle abducteur latéral de la queue naît par une lame fibreuse du bord ventral de l'ilion et par des fibres charnues de la pleurapophyse de la deuxième vertèbre sacrée et de celles des cinq premières vertèbres caudales. Il se termine sans attache dans la musculature segmentaire de la queue, approximativement au niveau du corps de la 8^e vertèbre caudale. Un vaste ensemble musculaire s'étend dorsalement entre la dernière vertèbre du tronc et la 8^e vertèbre caudale.

Deux éléments superficiels constituent une cloison qui cache en arrière l'hémipénis. Ils nous paraissent appartenir à la musculature cloacale. Dans un plan moyen, se situent deux autres éléments (fig. 7). L'antérieur unit la région sacrée à la partie craniale de la lame fibreuse, origine du muscle transverse de la ceinture ; le postérieur unit les vertèbres caudales 2 à 5 à la partie précommissurale de la même lame. Ces deux parties représentent le *m. sacrocaudalis* (RIBBING, 1938), synonyme de *m. sacrococcygealis* (NISHI, 1912). Les éléments profonds se composent d'un caudo-fémoral *s.s.*, et d'un ischio-caudal.

Les fibres du premier, nées des vertèbres caudales 1 à 4 et des deux premières hémaphyses, convergent sur un tendon qui gagne le trochanter fémoral (et peut-être le zeugopode).

Les fibres du second proviennent des trois hémaphyses suivantes et convergent de même sur un tendon qui gagne, parallèlement au précédent, la face médiale de la ceinture à hauteur de l'acétabulum ; ce tendon reçoit aussi trois faisceaux issus de la glande cloacale dorsale et de la paroi latérale du cloaque.

3. Les muscles de l'ouverture cloacale et des hémipénis

Le muscle transverse ventral de la ceinture naît à la rencontre de deux brides tendineuses issues respectivement de l'ilion et de la commissure cloacale. Les deux moitiés symétriques s'affrontent sur la ligne médiane.

Le muscle transverse de la lèvres craniale du cloaque s'attache sur la bride qui entre en relation avec la commissure cloacale et, comme le précédent, se termine sur la ligne médio-ventrale.

Le muscle oblique du cloaque, superficiel, s'étend jusqu'à l'extrémité de la lèvres caudale.

Parmi les deux muscles qui constituent une véritable cloison superficielle cachant les hémipénis, le plus antérieur naît du corps des vertèbres sacrées et des 3 premières caudales, et se termine sur la portion commissurale du système tendino-aponévrotique, au contact de l'oblique du cloaque et sur la partie antérieure de la gaine de l'hémipénis. L'autre, issu

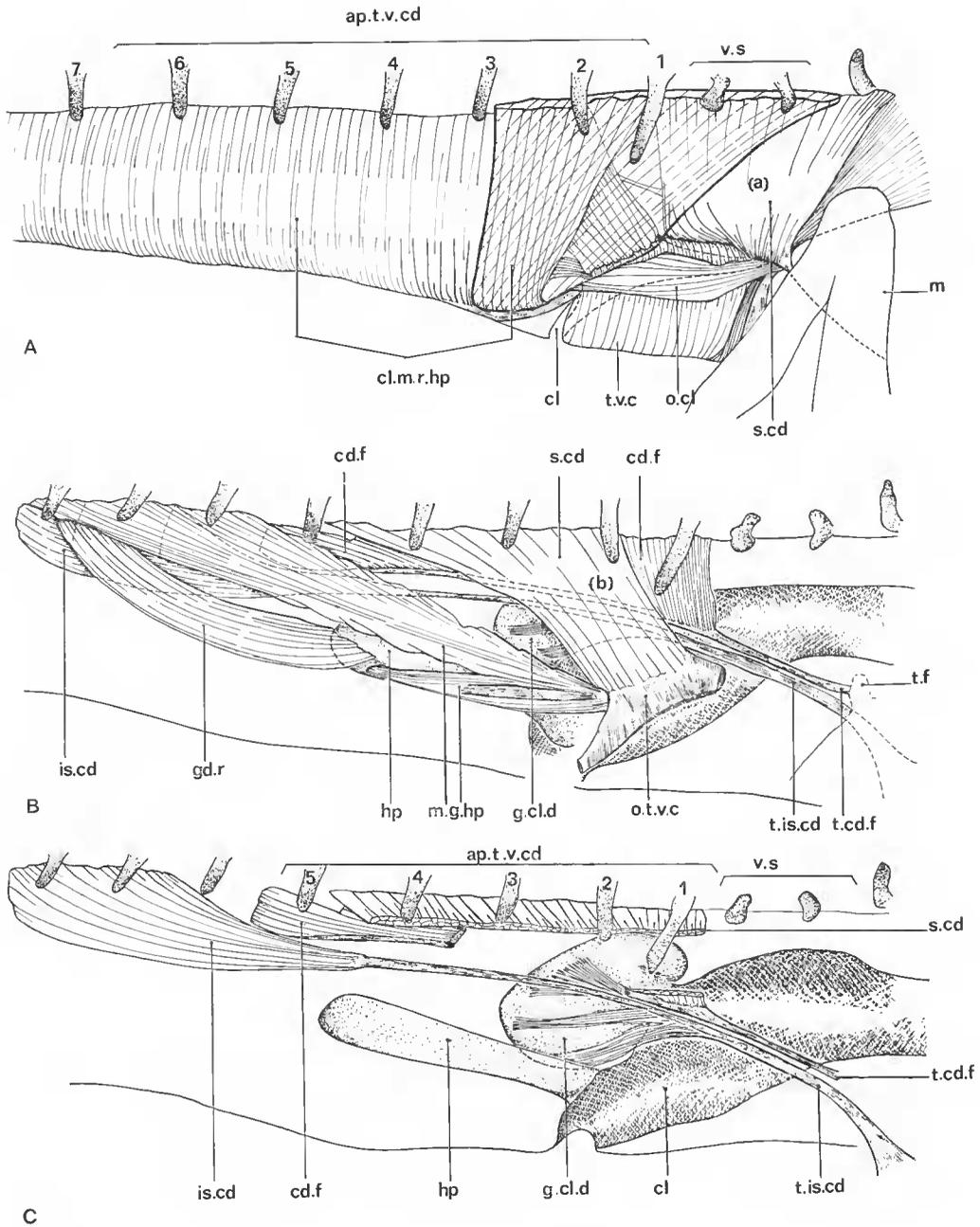


FIG. 7. — Région cloacale : A, plan superficiel ; B, plan moyen ; C, plan profond.

ap.t.v.cd., apophyses transverses des vertèbres caudales ; cd.f., m. caudo-fémoral ; cl., cloaque et ouverture cloacale ; cl.m.r.hp., éloison musculaire recouvrant l'hémipénis ; g.cl.d., glande cloacale dorsale ; gd.r., m. grand rétracteur ; hp., hémipénis ; is.cd., m. ischio-caudal ; m., membre pelvien droit ; m.g.hp., muscles de la gaine de l'hémipénis ; o.cl., m. oblique du cloaque ; o.t.v.c., origine fibreuse du muscle transverse ventral de la ceinture ; s.cd., muscle sacro-caudal (a et b) ; t.cd.f., tendon du m. caudo-fémoral ; t.f., trochanter fémoral ; t.is.cd., tendon du m. ischio-caudal ; t.v.c., muscle transverse ventral de la ceinture ; v.s., vertèbres sacrées.

des huit premières vertèbres caudales, enveloppe complètement la gaine des hémipénis jusqu'à la ligne médio-ventrale où il se termine.

Sur l'extrémité antérieure de la gaine de l'hémipénis s'insèrent deux muscles. Le plus volumineux gagne l'axe vertébral vers l'arrière au niveau des 6^e, 7^e et 8^e vertèbres. L'autre s'attache latéralement le long de la gaine de l'hémipénis. Sur l'extrémité postérieure de celle-ci se fixe le muscle grand rétracteur qui atteint la 8^e vertèbre caudale (fig. 7).

4. Les muscles de la ceinture et des membres

Un tendon dorso-ventral unissant les extrémités proximales de l'ilion et du tibia sert d'axe à toute la musculature de la ceinture et du fémur. Dans sa moitié distale il prend la forme d'une gouttière ouverte antérieurement, dans laquelle coulisse le bord postérieur d'une lame aponévrotique. Cette dernière, libre ventralement, est reliée dorso-médialement à la région cloacale, au niveau de l'origine craniale du muscle oblique du cloaque. Du bord antérieur du tendon se détache une aponévrose superficielle qui recouvre la face latérale de la cuisse. Ce tendon et l'aponévrose superficielle limitent donc l'amplitude des mouvements dorso-ventraux du membre postérieur tandis que la lame aponévrotique antérieure reliée à la région cloacale limite les mouvements latéraux. Les déplacements des différents segments sont donc à la fois réduits et guidés par le système aponévrotique.

Les muscles propres de la ceinture (fig. 8)

Le muscle pubo-ischio-fémoral comprend deux éléments dorsaux qui se terminent sur le système tendino-aponévrotique et deux éléments ventraux qui gagnent l'extrémité proximale du fémur.

Des deux premiers cités, le plus dorsal (5) naît sur le bord dorso-médial de l'ilion et s'attache sur la partie supérieure de la lame aponévrotique ; le second (6) provient du bord antéro-latéral de la ceinture au niveau de l'acétabulum et gagne une grande partie de la lame aponévrotique ventralement à l'attache du muscle précédent. Des deux suivants, l'un (8) provient de la partie ventrale triangulaire de la ceinture et rejoint la face médiale du fémur au niveau de la partie antérieure de sa diaphyse ; l'autre, issu respectivement des angles antérieur et postéro-latéral de la section triangulaire ventrale de la ceinture, se fixe sur l'extrémité du trochanter fémoral (7 et 7').

Les deux premiers pourraient correspondre au muscle pubo-ischio-fémoral externe des Lézards quadrupèdes, tandis que les deux autres pourraient représenter le muscle pubo-ischio-fémoral interne.

Les muscles du membre (fig. 8)

Un élément dorsal (1) en éventail naît de la face médiale de la lame iliaque. L'ensemble de ses fibres convergent sur le tendon ilio-tibial. Un second (2), également issu de la face médiale de l'ilion au-dessus de l'acétabulum, gagne le bord antérieur du même tendon depuis le bord ventral du muscle précédent jusqu'au début de la gouttière tendineuse. Un troisième (3), né du bord dorsal ainsi que d'une partie de la face médiale du fémur, s'attache sur la lame aponévrotique par ses fibres courtes sur tout son bord ventral et par ses fibres longues sur toute la longueur de la coulisse.

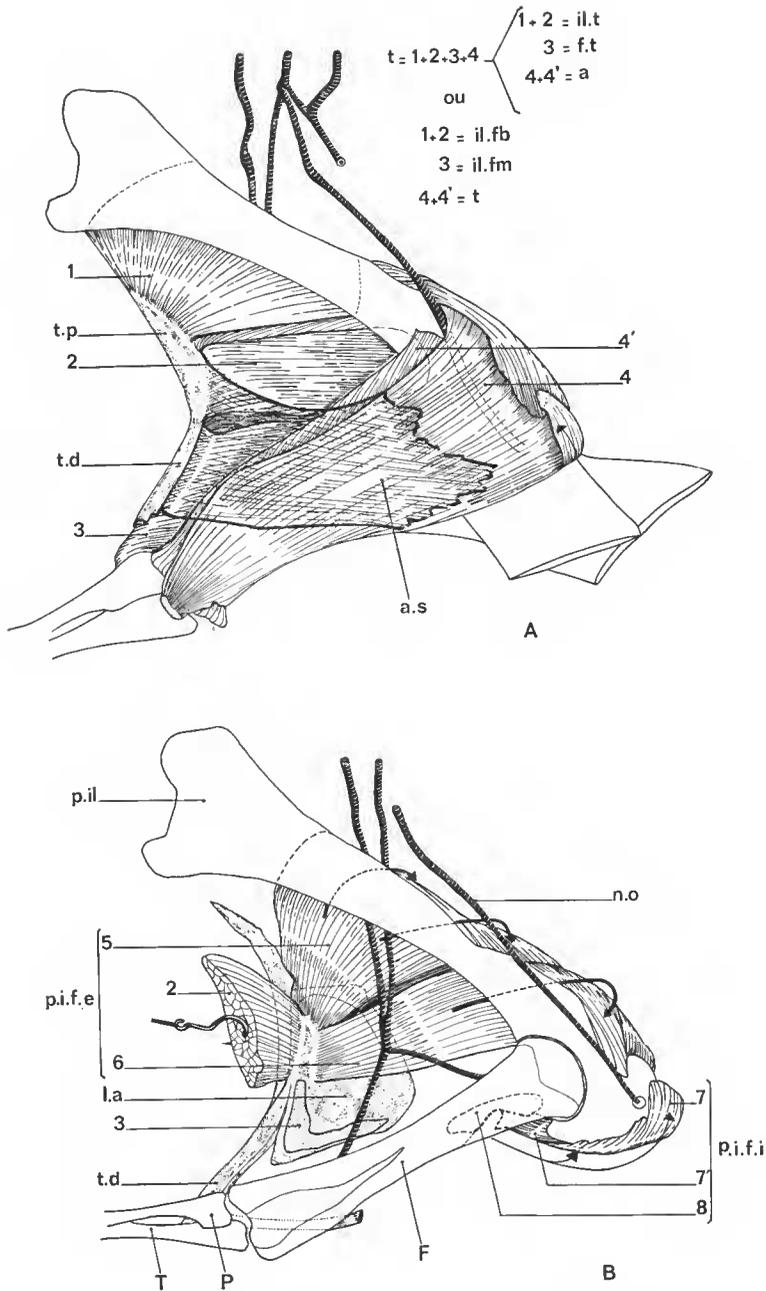


FIG. 8. — Musculature de la ceinture et du fémur : A, plan superficiel ; B, plan profond.
 a., m. ambiens ; a.s., aponévrose superficielle ; F., fémur ; f.t., m. fémoro-tibial ; il.fb., m. ilio-fibulaire ;
 il.fm., m. ilio-fémoral ; il.t., m. ilio-tibial ; l.a., lame aponévrotique ; n.o., nerf obturateur ; P., péroné ;
 p.i.f.e., m. pubo-ischio-fémoral externe ; p.i.f.i., m. pubo-ischio-fémoral interne ; T., tibia ; t., m. triceps ;
 t.d., partie distale du tendon dorso-ventral ; t.p., partie proximale du tendon dorso-ventral ; 1 et 2, élé-
 ments de l'ilio-fibulaire ou de l'ilio-tibial ; 3, m. ilio-fémoral ou fémoro-tibial ; 4 et 4', m. ambiens ; 5 et 6,
 éléments du m. pubo-ischio-fémoral externe ; 7, 7' et 8, éléments du m. pubo-ischio-fémoral interne.

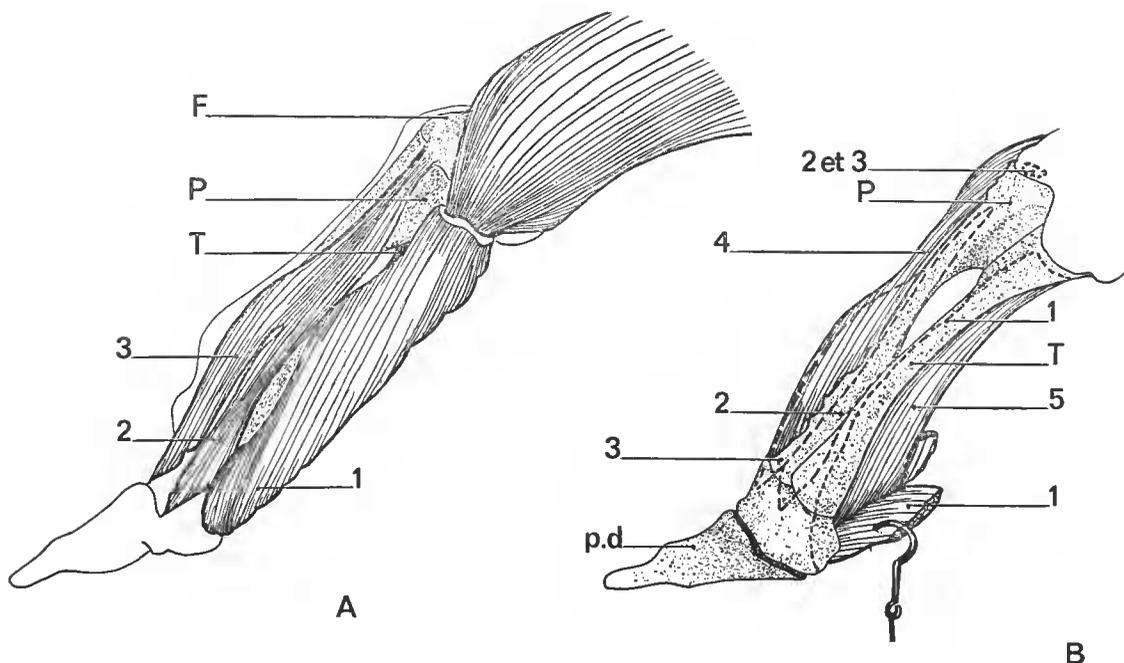


FIG. 9. — Face latérale de la jambe droite : A, plan superficiel ; B, plan profond. Les attaches musculaires sont indiquées en tirets.
F., fémur ; P., péroné ; p.d., pièce conique distale ; T., tibia ; 1 à 5, unités musculaires.

De la face latérale postacétabulaire de la ceinture naît une large nappe musculaire (4) qui converge distalement sur le bord antérieur de la tête tibiale. Un élément musculaire plus court (4'), dorsal par rapport au précédent, se termine au niveau de la diaphyse.

Médialement, deux unités, l'une issue de l'angle postéro-latéral, l'autre de l'angle postéro-médial de l'extrémité ventrale de la ceinture, convergent sur le processus de l'extrémité proximale du tibia qui reçoit également le tendon ilio-tibial.

Dans un tel arrangement musculaire il est relativement difficile de reconnaître avec précision les unités décrites chez les Squamates quadrupèdes. Nous pouvons voir dans les faisceaux latéraux les seuls constituants du triceps, un triceps considérablement développé et dont les éléments seraient dissociés. Les deux muscles les plus dorsaux (1 et 2) représenteraient l'ilio-tibial, le troisième (3) le fémoro-tibial et le quatrième (4) l'ambiens. Cette interprétation se fonde sur l'existence d'une relation ilio-tibiale par un système tendino-aponevrotique. Les muscles ilio-fémoral et ilio-fibulaire auraient disparu puisqu'il n'existe aucune relation tendineuse avec le péroné.

Cependant, bien que le processus qui reçoit le tendon ilio-tibial soit supporté par le tibia, les extrémités proximales des os tibia et péroné sont soudées, ce qui enlève au « site tibial » son importance. A ce titre, les deux éléments dorsaux pourraient tout aussi bien représenter un muscle ilio-fibulaire et le suivant un ilio-fémoral tandis que le triceps serait réduit aux deux dernières unités (4 et 4').

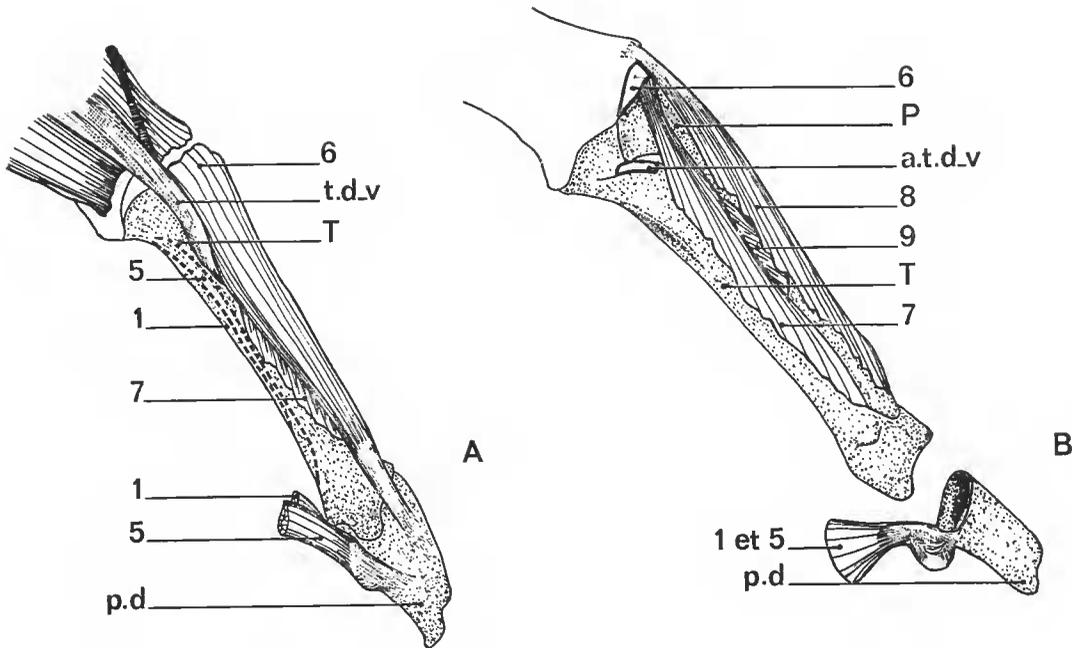


FIG. 10. — Face médiale de la jambe droite : A, plan superficiel ; B, plan profond. Les attaches musculaires sont indiquées en tirets.
P., péroné ; p.d., pièce conique distale ; T., tibia ; 1 à 9, unités musculaires.

Les deux muscles ventraux situés de part et d'autre des éléments du pubo-ischio-fémoral interne (7 et 8) constituent probablement des fléchisseurs du tibia.

Sur la face latérale de la jambe (fig. 9) un premier élément (1) enveloppe complètement le tibia, côtoyant la terminaison du triceps. Il s'attache sur la partie distale fusionnée des tibia et péroné (bord ventral) et sur le tendon d'un élément plus médial (5). Deux autres unités (2 et 3) se détachent du fémur par un tendon commun. Elles se séparent à la moitié de leur trajet et se terminent également sur la partie distale fusionnée des tibia et péroné (bord dorsal). L'élément 2 couvre une grande partie du péroné et de l'extrémité distale du tibia. L'élément 3 adhère au muscle 4. Ce dernier est issu, par un tendon, du bord dorsal et de l'extrémité distale du fémur et, par des fibres charnues, de tout le bord dorsal du péroné. Distalement il n'atteint pas l'extrémité fusionnée des tibia et péroné.

Sur la face médiale (fig. 10) on reconnaît cinq éléments. Un premier (1) provient de la face médiale du tibia à côté du muscle 4 et se termine (côté péroné) sur la pièce la plus distale du membre par l'intermédiaire d'un robuste tendon (sur lequel converge aussi une partie des fibres de 1). De l'extrémité proximale du péroné se détachent les fibres d'un second élément (6) qui se fixe aussi (côté tibia) par un tendon sur la pièce la plus distale du membre. Ces deux unités en recouvrent deux autres, l'une issues de l'extrémité proximale du péroné, l'autre de l'extrémité distale du fémur. La première s'attache sur toute la longueur du

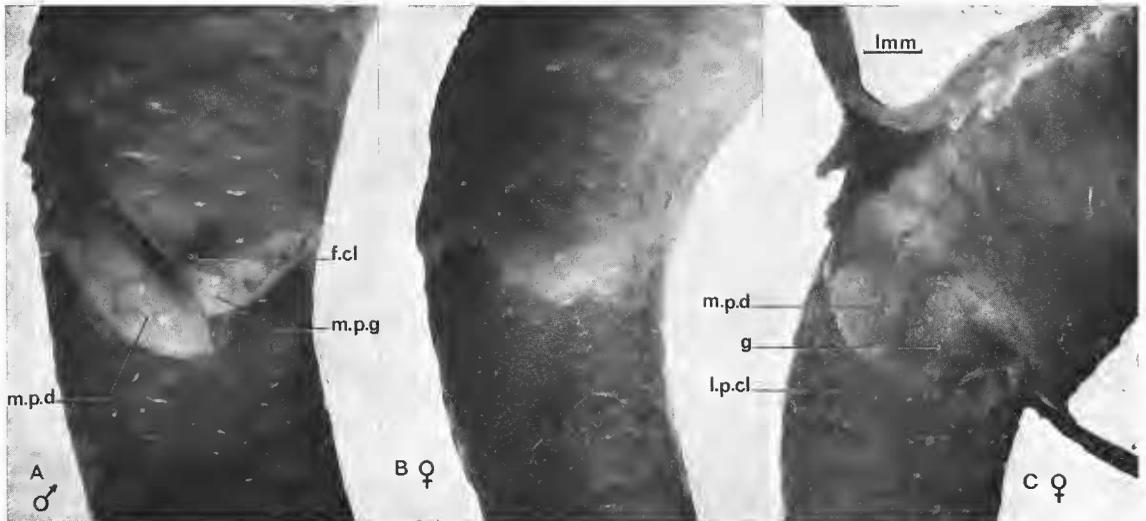


FIG. 11. — Situation du membre pelvien dans les deux sexes : A, la région pelvi-cloacale chez le mâle avec les membres postérieurs visibles extérieurement et recouvrant la fente cloacale ; B, et C, la région pelvi-cloacale chez la femelle (B, vue externe ; C, le tégument soulevé au niveau de la lèvre antérieure du cloaque montrant le membre pelvien plus réduit, situé de part et d'autre de la commissure cloacale). f.cl., fente cloacale ; g, glande précloacale ; l.p.cl., lèvre postérieure du cloaque ; m.p.d., membre postérieur droit ; m.p.g., membre postérieur gauche.

tibia, la seconde sur toute celle du péroné. Enfin un muscle interosseux unit tibia et péroné dans la courte portion où ils sont séparés.

L'interprétation de ces muscles est particulièrement délicate en raison des fusions qui affectent distalement le membre postérieur.

III. MODIFICATIONS EN RELATION AVEC LE DIMORPHISME SEXUEL

Chez la femelle, le membre postérieur n'apparaît pas extérieurement de chaque côté du cloaque (fig. 11). Sous la peau on constate que la ceinture est presque totalement recouverte par la musculature vertébrale. Le membre postérieur se situe au niveau de la fente cloacale, entre la limite ventrale de cette musculature et la glande précloacale (fig. 12). Un faisceau de l'oblique externe recouvre le bord ventral du membre et se fixe sur son extrémité distale avec le transverse de l'abdomen tandis que le droit abdominal se termine sur l'origine fibreuse du muscle transverse ventral de la ceinture, sous l'oblique du cloaque. La ceinture, sensiblement identique à celle du mâle, est peut-être davantage incurvée. La perforation qui apparaît dans la partie ventrale antérieure n'existe pas et le nerf obturateur utilise une gouttière entre les angles antérieur et postéro-latéral. Le membre pelvien est plus modifié et la réduction disto-proximale plus importante que chez le mâle. L'extrémité distale du fémur est solidaire d'une pièce conique représentant la soudure du tibia et du péroné ; son extrémité proximale ne présente aucun trochanter.

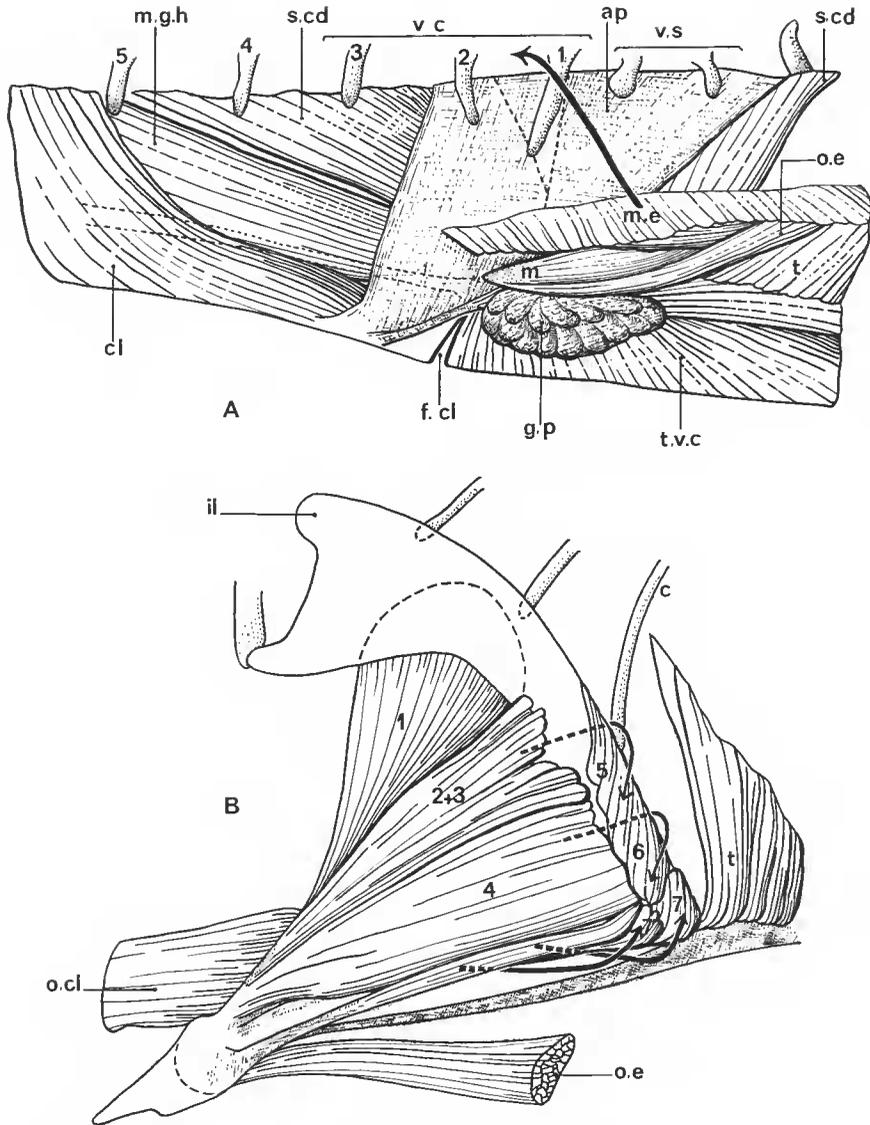


FIG. 12. — Région cloacale et membre chez la femelle : A, région cloacale ; B, musculature du membre (face latérale).

ap., aponévrose superficielle remplaçant un muscle présent chez le mâle en avant de la cloison musculaire (cl.) recouvrant l'hémipénis ; c., côte ; f., fente cloacale ; g.p., glande précloacale ; il., ilion ; m., membre pelvien droit ; m.e., musculature épisomatique de la charnière tronco-sacrée ; m.g.h., muscle de la gaine de l'hémipénis ; o.cl., m. oblique du cloaque ; o.e., m. oblique externe ; s.cd., m. sacro-caudal ; t., m. transverse ; V.C., premières vertèbres caudales (apophyses transverses 1, 2, 3, 4 et 5) ; V.S., les deux vertèbres sacrées ; 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 et 7', muscles de la ceinture et de la cuisse (cf. ♂).

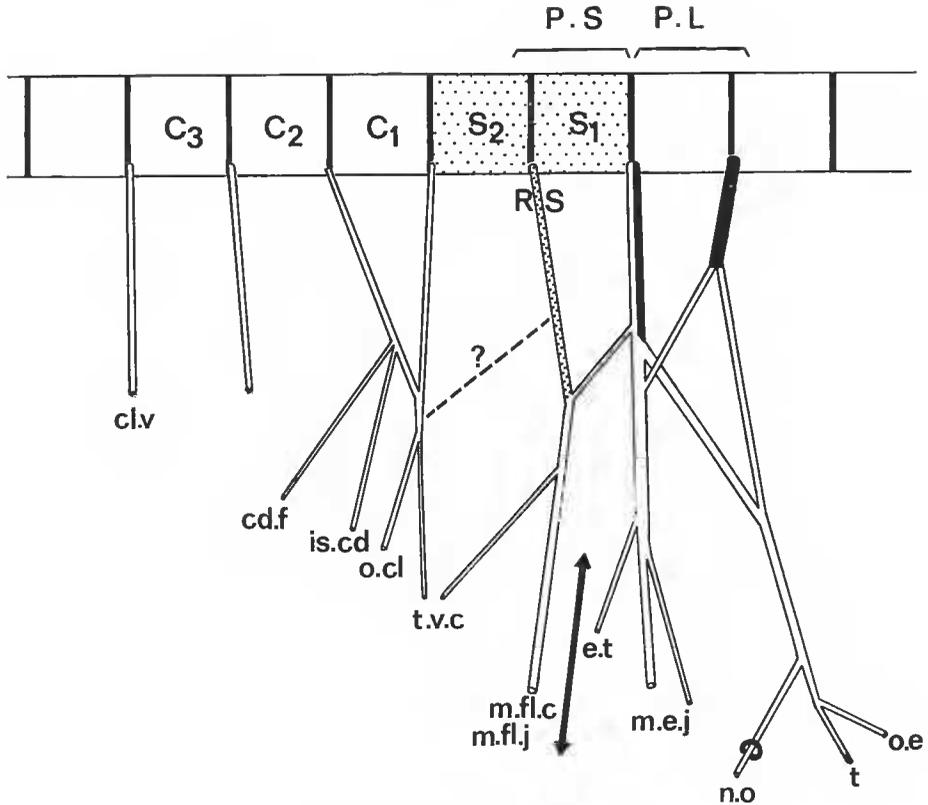


FIG. 13. — Plexus lombo-sacré.

C₁, C₂, C₃..., les premières vertèbres caudales ; cd.f., nerf destiné au m. caudo-fémoral ; cl.v., nerf se rendant à la cloison musculaire recouvrant l'hémipénis ; e.t., tronc innervant les m. 4 et 4' du triceps ; is.cd., nerf pour le m. ischio-caudal ; m.e.j., rameau pour les éléments de la face latérale de la jambe ; m.fl.c. et m.fl.j., tronc prenant en charge les éléments de la face médiale de la cuisse et de la jambe ; o.cl., n. oblique du cloaque ; o.e., n. oblique externe ; P.L., partie lombaire du plexus ; P.S., partie sacrée du plexus ; R.S., racine sacrée ; S₁ et S₂, les deux vertèbres sacrées ; t.v.c., n. transverse ventral de la ceinture.

Chez la femelle les mêmes muscles constituent la charnière sacro-caudale ; l'ischio-caudal conserve des relations identiques avec le fémur et le tendon du caudo-fémoral gagne la face médiale de son extrémité proximale.

Dans la région cloacale, les muscles qui forment une cloison superficielle cachant les hémipénis sont retrouvés, mais rejetés plus en arrière ; cependant, le plus antérieur est en partie remplacé par une solide aponévrose. Enfin les prolongements fibreux de la gaine des hémipénis reçoivent les mêmes éléments musculaires que chez le mâle (fig. 12).

Le système tendino-aponévrotique qui sert de support à la musculature de la ceinture et du fémur est considérablement plus réduit que chez le mâle. Le muscle le plus dorsal, en éventail, qui naît de la face médiale de la lame iliaque, se termine par un tendon fixé médialement sur l'extrémité distale du fémur et, par une autre bride, sur l'origine antérieure

fibreuse du muscle oblique du eloaque. Deux autres unités proviennent aussi de la face médiale de l'ilion et d'une partie de son bord postérieur. Elles gagnent le tendon de l'élément précédent comme chez le mâle ; nous retrouvons latéralement la nappe musculaire postaeétabulaire qui se fixe distalement sur l'extrémité distale du fémur, et médialement les mêmes unités. Cependant celle qui unit le processus postéro-latéral à l'extrémité distale du fémur (au niveau de sa liaison avec le tibia) apparaît davantage sur le bord ventral du membre.

Par ailleurs le muscle pubo-ischio-fémoral est identique à celui du mâle bien qu'aucun trochanter ne soit apparent.

IV. INNERVATION (Fig. 13)

Le plexus lombo-sacré résulte comme chez tous les Squamates de l'union de deux plexus : le plexus sacré, organisé autour d'une racine émergeant entre les deux vertèbres sacrées (racine sacrée), précédé par le plexus lombaire fourni par des nerfs du tronc. Chez les formes quadrupèdes typiques, chacun de ces deux plexus donne indifféremment des nerfs pour les divisions ventrale et dorsale des muscles du bassin et du membre.

Chez *Dibamus* le plexus est réduit, et d'ailleurs la distinction entre parties lombaire et sacrée manque de netteté. Il semble que la racine charnière entre ces deux parties précède immédiatement la racine sacrée (RENOUS, 1977). Les nerfs spinaux très grêles qui émergent de l'axe vertébral, en arrière de cette dernière racine, appartiennent probablement aussi au plexus ; la liaison nerveuse n'a pas été vue d'une façon évidente sur les spécimens disséqués.

L'organisation générale du plexus rappelle celle que l'on trouve chez les formes à membres bien développés. Un nerf obturateur est fourni par la partie lombaire et emprunte un foramen osseux chez certains mâles, dans la partie antérieure et ventrale de la ceinture pelvienne. De ce fait, cette dernière pourrait représenter le reste d'un processus pectiné et le processus postéro-médial, qui reçoit d'ailleurs un faisceau de l'oblique externe, pourrait représenter la base d'un pubis (avec le processus antérieur). Le processus postéro-latéral pourrait alors correspondre à celle de l'ischion. Mais l'attache du tendon du muscle ischio-caudal ne permet pas de s'en assurer.

Chez la femelle le nerf obturateur n'emprunte jamais de foramen.

Dans les deux sexes, il n'y a pas constitution d'un véritable tronc sciatique puisque les nerfs pour les loges ventrale et dorsale de la jambe sont parfaitement distincts, même chez le mâle qui possède encore une pièce plus distale que les tibia et péroné.

V. DISCUSSION

Dibamus constitue un de ces exemples où se posent les problèmes cruciaux d'une classification voulant refléter la phylogenèse. Devant l'ensemble des caractères anatomiques connus à ce jour, nous pouvons nous demander quels sont ceux qui possèdent une signification phylogénétique et ceux qui ont une signification adaptative. En réalité, comme

nous en avons discuté ailleurs (GASC, 1974 : 16 à 23), ce serait mal poser le problème, en raison du rôle essentiel que l'adaptation a joué dans les processus évolutifs. Rappelons la formule un peu provocatrice de G. C. WILLIAMS, dans sa critique pertinente du concept d'adaptation (1966) : « Evolution, with whatever general trends it may have entailed, was a by-product of the maintenance of adaptation ». En l'absence à peu près complète de documents paléontologiques sur les différents Squamates serpentiformes, il ne nous reste que la solution classique de la morphologie comparative : tenir compte de tous les caractères accessibles et les confronter au sein de larges séries avec d'autres données, ce que nous tentons actuellement, en particulier pour l'organisation de la région pelvi-cloacale des Squamates. Le but est de proposer une suite d'états de transformation, puis de distinguer ce qui peut être attribué à une relation réelle au sein d'une lignée, du résultat des convergences ou des parallélismes.

1. Caractères des Dibamidés retrouvés chez les Sauriens

Morphologie externe

Le tégument est en apparence de type scincoïde (écailles cycloïdo-hexagonales), mais sans ostéodermes. La queue représente 12 à 17 % de la longueur totale, proportion très proche de celle des Scincidés les plus apodes. Les pores pré-anaux sont absents (Scincidés).

Morphologie interne

Crâne : présence de deux prémaxillaires (Scincidés) ; absence d'os lacrymal (Gekkotiens, mais peut-être le résultat d'une fusion, en rapport avec la consolidation du crâne chez les formes souterraines, ex : *Feylinia...*) ; perforation du stapes (Gekkotiens) ; grande extension du splénial (fusion avec l'angulaire) entraînant la fermeture quasi complète de la fosse de Meckel (Gekkotiens).

Axe vertébral : une vertèbre lombaire ; 2 processus tuberculiformes (Scincoïdes apodes) ; hémaphyses en os chevrons (mais barre transverse) ; autotomie caudale fonctionnelle ; 2 vertèbres sacrées ; présence d'un parasternum (Scincoïdes et certains Gekkotiens).

Ceintures : une ceinture scapulaire présente, en rapport avec l'axe vertébral ; une ceinture pelvienne articulée à l'axe vertébral avec extension caudale de l'ilion (Pygopodidés).

Musculature : relation entre ceinture scapulaire et crâne par, dorsalement, le système du trapèze et, ventralement, les sous-hyoïdiens ; organisation de l'ilio-costal en faisceaux courts ; présence de tous les éléments musculaires (ou presque) des Sauriens au niveau de la ceinture pelvienne et de la cuisse (pendant changement d'orientation résultant d'une rotation interne du membre postérieur).

Viscères : point d'émergence des troncs carotidiens ; situation relative et extension des poumons et des reins ; glandes « précloacales » (Pygopodidés).

2. Caractères des Dibamidés retrouvés chez les Amphibéniens et les Serpents

Crâne : absence d'épiptérygoïde (Amphibéniens-Ophidiens) ; stapes articulé au carré (Ophidiens).

Axe vertébral : absence d'hypocentre atlantaire (Uropeltidés) ; 1^{re} côte sur l'axis (certains Serpents) ; proeessus prézygapophysaire (Serpents) lié à l'existence d'un *m. levator costae* ; absence de zygosphène (Amphibéniens).

Ceintures : couverture de l'ilion par les dernières côtes libres (Ophidiens).

Membres : dimorphisme sexuel (Ophidiens) ; rotation interne (Ophidiens).

Museulature : présence dans la région eloaicale d'éléments verticaux (Serpents).

Encéphale : au niveau du toit optique (SENN, NORTCUTT, 1973) paratorus et interdigitation des couches (Serpents... mais aussi *Feylinia* et *Anelytropis*).

Les caractères présentés par *Dibamus* se rencontrent donc à deux niveaux taxinomiques différents : au niveau familial pour les caractères sauriens ; au niveau sous-ordinal pour les autres caractères.

De ce fait *Dibamus* présente une mosaïque complexe qui oblige à situer ce groupe en dehors des sous-ordres. Phylogénétiquement, on serait alors obligé de supposer (SENN et NORTCUTT, 1973) que *Anelytropis*, *Dibamus* et les Feyliniidés représentent des branches latérales de Sauriens ayant évolué parallèlement aux Serpents souterrains ; ou que *Dibamus* et les Serpents ont un ancêtre commun, les autres ayant subi, au sein des Sauriens, une évolution parallèle.

Toutefois aucune de ces hypothèses ne prend en compte les Amphibéniens. Dans l'état actuel de nos connaissances, il serait plus vraisemblable d'envisager dans l'ensemble des Squamates non pas deux tendances divergentes (Sauriens d'une part, Ophidiens de l'autre), mais une gamme de possibilités évolutives, manifestée par des organisations morphologiques variées. L'illustration en est donnée par l'aspect « mosaïque » de *Dibamus*. C'est le cas aussi d'autres formes : par exemple les Leptotyphlopidae, que l'on a parfois proposé de placer dans les Sauriens, et les Amphibéniens placés parmi les Serpents jusqu'à COPE, parmi les Lacertiliens (infra-ordre Cope), puis parmi les Sauriens scincomorphes (CAMP), enfin en sous-ordre ou en ordre distinct (GRAY, 1844 ; ZANGERL, 1945 ; VANZOLINI, 1951).

3. Caractères des Dibamidés pouvant être reliés à l'organisation serpentiforme

L'analyse de ces caractères soulève un problème complexe centré sur la reconnaissance de ceux d'entre eux qui sont communs aux Squamates serpentiformes ; ils se réduisent toujours à deux, essentiels et complémentaires : l'allongement du tronc qui acquiert un rôle locomoteur prédominant et la réduction du rôle locomoteur des membres.

Mais ces caractères se rencontrent corrélativement dans des organisations variées laissant à penser que la tendance a pu se manifester soit dans des lignées différentes, soit à divers moments de l'histoire d'une même lignée.

De toutes façons, dans chacune de ces lignées, la série des états des caractères nous échappe !

Dans le cas de *Dibamus* :

- le nombre de vertèbres présacrées se situe autour de 115 alors que le nombre originel est 24 pour l'ensemble des Lépidosauriens ;
- la réduction appendiculaire est très marquée (sens disto-proximal et ventro-dorsal) puisque le membre antérieur a disparu et que la ceinture pelvienne est simplifiée ;
- la morphologie vertébro-costale est caractérisée par un processus prézygapophysaire, des processus costaux et un *m. levator costae* ;
- la conduction des sons se fait par l'intermédiaire du tégument et serait lié soit au mode de locomotion (contact avec le sol) soit à un mode de vie secondairement souterrain (théorie de Walls).

Dibamus est donc très engagé dans la voie serpentiforme puisqu'il atteint un stade avancé par rapport aux formes extrêmes des séries morphologiques marquées par cette tendance. Parmi les Sauriens, seul *Typhlosaurus vermis* atteint un stade aussi avancé. Rappelons que l'évolution globale de l'organisme n'est pas linéaire (cf. plus haut), *Dibamus* atteignant le « stade serpent » pour certains des caractères seulement.

L'état d'organisation du membre postérieur, comme chez certains serpents, ne correspond pas aux stades atteints dans les autres séries des états des caractères. En cela *Dibamus* s'oppose au cas de *Typhlosaurus*, parmi les Sauriens, et aux Amphisbénien.

Si on le compare aux Sauriens, non sur les autres séries des états de caractères, mais sur le degré identique de réduction du membre (ex. Pygopodidés), on remarque une réduction ventrale de la ceinture plus marquée chez *Dibamus* alors que, pourtant, cette tendance est déjà sensible chez les Pygopodidés (KLUGE, 1974, 1976). La réduction de la ceinture et celle du membre ne suivent donc pas le même taux évolutif selon les lignées. Le membre subsisterait à la faveur d'une substitution de fonction, chez *Dibamus* et les Boïdés, puisqu'il montre un dimorphisme sexuel et, chez le Boa par exemple, joue un rôle actif lors de l'accouplement. Ceci est moins net chez les Pygopodidés, puisque seul celui de *Pygopus* montre un dimorphisme sexuel (KLUGE, 1974). Mais il se distingue aussi de celui des Serpents par le maintien d'une relation ilio-sacrée et par la réduction du pubis.

Ces différences tiennent probablement au fait que cette substitution de fonction ne s'est pas manifestée au même stade de la réduction appendiculaire, et qu'on ignore l'importance sélective des facteurs comportementaux en relation avec la reproduction.

4. Caractères pouvant être reliés au mode de vie souterrain

Ces caractères traduisent une forte convergence chez tous les Squamates serpentiformes ayant un mode de vie souterrain. Ce dernier suppose : un contact de tout le corps avec le substrat à l'intérieur de tunnels creusés par l'animal (modification de la forme générale du corps et de ses proportions ; le corps tend à devenir cylindrique), d'une grande résistance à la progression qui se concentre au niveau du museau (modification des os du crâne, apparition d'un rostre) et de transformations des organes sensoriels (réduction de l'œil et de l'oreille moyenne ; développement d'autres structures sensorielles, par exemple des tubercules dermiques dans la région du rostre).

Tous ces caractères sont présents chez *Dibamus*.

Plusieurs hypothèses restent donc en présence, et seules des données supplémentaires permettraient de choisir la plus probable. Toutefois, il nous semble que *Dibamus*, bien que représentant un rameau distinct du reste des Sauriens, ne peut être inclus dans les Serpents. On retrouve sur ce point les hésitations des auteurs quant à la position systématique des Amphisbéliens ou d'*Anelytropsis*. Il se peut, en outre, que les progrès récents dans la connaissance des Squamates conduisent à reconsidérer les divisions systématiques majeures reconnues jusqu'alors (polyphylétisme des Sauriens, par l'exemple des Varanoïdes). Il faut reconnaître d'ailleurs que les formes à membres réduits ont au fur et à mesure de leur découverte et de leur étude, remis en question la réalité de ces divisions, en raison des particularités qu'elles montrent : effacement de caractères servant de critères systématiques, apparition de nouveaux caractères.

Toutes ces formes « en marge », de position systématique délicate, indiquent l'existence chez les Squamates d'une grande variété morphologique c'est-à-dire d'une grande richesse évolutive.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUFFENBERG, W., 1962. — A review of the trunk musculature of the limbless land vertebrates. *Am. Zool.*, **2** : 183-190.
- BELLAIRS, A. D'A., 1950a. — Observations of the cranial anatomy of *Anniella* and a comparison with that of other burrowing lizards. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **119** : 887-904.
- 1950b. — The limbs of snakes. *Br. J. Herpet.*, **4** : 73-83.
- BELLAIRS, A. D'A., et G. UNDERWOOD, 1951. — The origin of Snakes. *Biol. Rev.*, **26** : 193-237.
- BORN, G., 1883. — Eine freie hervortragende Anlage der vorderen Extremität bei Embryonen von *Anguis fragilis* L. *Zool. Anz.*, **6** : 537-539.
- BOULENGER, G. A., 1885. — Catalogue of the lizards in the British Museum. London : I, 436 p. ; II, 497 p. ; III, 575 p.
- CAMP, CH. L., 1923. — Classification of the lizards. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **48** : 289-481.
- COPE, E. D., 1892. — On degenerative types of scapular and pelvic arches in the Lacertilia. *J. Morph.*, **7** (2) : 223-224.
- DUËRDEN, J. E., 1903. — Methods of Evolution ; *S. Afr. Ass. Adv. Sci.* (Cité par Essex, 1927).
- ESSEX, R., 1927. — Studies in Reptilian degeneration. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **2** : 879-945.
- FÜRBRINGER, M., 1870. — Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den Schlangenhähnlichen Saurien. W. Engelmann, Berlin-Leipzig, 136 p.
- GANS, C., 1960. — Studies on Amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia) I — A taxonomic revision of the Trogonophinae and a functional interpretation of the Amphisbaenid adaptive pattern. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **119** (3) : 129-204.
- 1962. — Terrestrial locomotion without limbs. *Am. Zool.*, **2** (2) : 167-182.
- 1969. — Amphisbaenians — Reptiles specialized for a burrowing existence. *Endeavour*, **28** (105) : 146-151.
- 1974. — Biomechanics — an approach to vertebrate biology. Ed. J. B. Lippincott company, Philadelphie, Toronto, 261 p.
- 1975. — Tetrapod limblessness ; evolution and functional corollaries. *Am. Zool.*, **15** : 455-467.
- GANS, C., et E. G. WEVER, 1972. — The ear and hearing in Amphisbaenia (Reptilia). *J. Exp. Zool.*, **179** (1) : 17-34.

- GASC, J. P., 1965 et 1966. — Les rapports anatomiques du membre pelvien vestigial chez les Squamates serpentiformes. I. *Anguis fragilis* (Anguidae, Lacertilia) et *Python sebae* (Boidae, Ophidia). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e série, **37** (6) : 916-925 et **38** (2) : 99-110.
- 1967a. — Retentissement de l'adaptation à la locomotion apode sur le squelette des Squamates. Colloque intern. « Évolution des Vertébrés », 1966, CNRS : 360-380.
- 1967b. — Un cas particulier de l'adaptation à la vie souterraine, le lézard serpentiforme *Dibamus*, Duméril et Bibron. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **265** : 41-43.
- 1967c. — Introduction à l'étude de la museulature axiale des Squamates serpentiformes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., série A*, **48** (2) : 69-124.
- 1968. — Contribution à l'Ostéologie et à la Myologie de *Dibamus novaeguineae* Gray (Sauria, Reptilia). Discussion systématique. *Annls Sci. nat., Zoologie*, **10** (2) : 127-150.
- 1970. — Réflexions sur le concept de « Régression » des organes. *Revue Quest. scient., Louvain*, **144** (2) : 175-195.
- 1974. — L'interprétation fonctionnelle de l'appareil museulo-squelettique de l'axe vertébral chez les Serpents (Reptilia). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., série A, Zool.*, **83** : 1-182.
- 1976. — Corrélations anatomiques dans le squelette et la musculature des Reptiles serpentiformes. Colloque intern. « Mécanismes de la rudimentation des organes chez les embryons de Vertébrés », CNRS éd. : 353-364.
- GASC, J. P., et S. RENOUS, 1974. — Les rapports anatomiques du membre pelvien vestigial chez les Squamates serpentiformes. II. *Scelotes brevipes* et *Scelotes inornatus* (Seincidae, Sauria). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 3^e série, n° 264, Zool. 186 : 1701-1712.
- GASC, J. P., et S. RENOUS, 1976. — Les caractères morphologiques des formes apodes chez les Reptiles et leur évolution. *Bull. Soc. zool. Fr. Suppl.* n° **101** (1) : 47-60.
- HOFSTETTER, R., 1962. — Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire de la systématique des Squamates. *In* : Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés). CNRS éd. : 243-279.
- 1964. — Les Sauria du Jurassique supérieur et spécialement les Gekkota de Bavière et de Mandehourie. *Senckenberg. biol.*, **45** (3/5) : 281-324.
- HOFSTETTER, R., et J. P. GASC, 1969. — Vertebrae and ribs *in* : Gans, Williams, Parsons, Biology of the Reptilia. Acad. Press, London, New York, I, A : 201-310.
- KLUGE, A. G., 1974. — A taxonomic revision of the lizard Family Pygopodidae. *Misc. Publs Mus. Zool. Univ. Mich.*, **147** : 1-221.
- 1976. — Phylogenetic relationships in the Lizard Family Pygopodidae : an Evaluation of Theory, Methods and Data. *Misc. Publs Mus. Zool. Univ. Mich.*, **152** : 1-72.
- KRIEG, M., 1919. — Beitrage zur Rudimentierungsfrage nach Beobachtungen an *Anguis fragilis*, *Chalcides tridactylus* und *Lacerta serpa*. *Arch. Entwickl.*, **45** : 571.
- KRIEGLER, W., 1961. — Zur Myologie der Beckens und der Hinterextremität der Reptilia. *Morph. Jb.*, **101** (4) : 541-625.
- MAYR, E., 1974. — Populations, espèces et évolution. Hermann éd., Paris, 496 p.
- MLYNARSKI, M., et Z. MADEJ, 1961. — The rudimentary limbs in Anilidae (Serpentes). *Br. J. Herpet.*, **3** (1) : 6 p.
- MOSAUER, W., 1935. — The myology of the trunk region of snakes and its significance for ophidian taxonomy and phylogeny. *Univ. Calif., Los Angeles, Rub. Biol. Sc.*, **1** : 81-120.
- PRESCH, W., 1975. — The evolution of limb reduction in the Teiid lizard genus *Bachia*. *Bull. South. California, Acad. Sc.*, **74** (3) : 113-121.
- RAYNAUD, A., 1962a. — Les ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **254** : 3449-3451.

- 1962b. — Étude histologique de la structure des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.) au cours de leur développement et de leur régression. *C. r. hebdomadaire. Séances Acad. Sci., Paris*, **254** : 4505-4507.
 - 1963. — La formation et la régression des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). Observations effectuées sur les ébauches des membres postérieurs. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **88** : 299-324.
 - 1968. — Le développement de la région cloacale et des ébauches phalliques chez l'embryon de Couleuvre tessellée (*Tropidonotus tessellata* Laur.). *C. r. hebdomadaire. Séances Acad. Sci., Paris*, **266** : 1593-1595.
 - 1969. — On the factors involved in the arrest of development of the limb buds in the Lizard, *Anguis fragilis*. *Indian J. Zool.*, **70** : 47-53.
 - 1972. — Morphogenèse des membres rudimentaires chez les Reptiles : un problème d'embryologie et d'évolution. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **97** : 469-485.
 - 1974. — Données embryologiques sur la rudimentation des membres chez les Reptiles. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **110** : 26-40.
 - 1976. — Les différentes modalités de la rudimentation des membres chez les embryons de reptiles serpentiformes. Colloque intern. « Mécanismes de la rudimentation des organes chez les embryons de Vertébrés ». CNRS éd., n° 266 : 201-219.
- RAYNAUD, A., J. P. GASC, S. RENOUS, et C. PIEAU, 1973. — Contribution embryologique et anatomique, à la recherche d'homologies dans la région pelvi-cloacale chez un lézard à membres bien développés (*Lacerta viridis* Laur.) et chez un lézard serpentiforme (*Anguis fragilis* L.). *C. r. hebdomadaire. Séances Acad. Sci., Paris*, **277** : 1155-1158.
- RAYNAUD, A., J. P. GASC, S. RENOUS et C. PIEAU, 1975. — Étude comparative, embryologique et anatomique de la région pelvi-cloacale et de sa musculature chez le lézard vert (*Lacerta viridis* Laur.) et de l'Orvet (*Anguis fragilis*). *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, série A, Zool., **95** : 1-62.
- RENOUS, S., 1967. — Myologie et innervation du membre antérieur des Lacertiliens. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, Série A, Zool., **48** (3) : 127-215.
- 1974a. — La musculature du membre antérieur de *Bipes canaliculatus* (Amphisbénidés). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 3^e série, n° 248, Zool. 172 : 1261-1282.
 - 1974b. — Discussion sur la valeur phylogénique de divers caractères empruntés à la myologie du membre antérieur des Lacertiliens. *Morph. Jb.*, **120** (4) : 519-528.
 - 1974c. — Place des Lépidosauriens actuels dans l'évolution des transformations constitutionnelles du plexus brachial des Tétrapodes. *Morph. Jb.*, **120** (6) : 777-790.
 - 1975. — Contribution à l'étude de la réduction des membres pelviens chez les Squamates. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **100** (4). Résumé p. 646.
 - 1976. — Retentissement de la rudimentation des membres sur leur innervation chez les Reptiles Squamates. Colloque Intern. « Mécanismes de la rudimentation des organes chez les embryons de Vertébrés ». CNRS éd., n° 266 : 365-379.
 - 1977a. — Retentissement de la rudimentation du membre pelvien sur le complexe caudofémoral des Squamates. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 3^e série, n° 458, Zool. 321 : 661-672.
 - 1977b. — Le problème de la rudimentation des membres chez les Squamates : Étude du membre pelvien. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **111** (1) : 75-89.
 - 1977c. — Retentissement de la rudimentation du membre postérieur sur son innervation chez les Reptiles Squamates. *Morph. Jb.*, **123** (6) : 881-901.
- RENOUS, S., A. RAYNAUD, J. P. GASC, et C. PIEAU, 1976. — Caractères rudimentaires anatomiques et embryologiques de la ceinture pelvienne et des appendices postérieurs du Python réticulé (*Python reticulatus* Schneider, 1801). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, n° 379, Zool. 267 : 547-584.

- RIBBING, L., 1938. — Muskeln und Nerven der Extremitäten *in* : Bolk, Hab. d. Vgl. Anatomie der Wirbeltiere. Berlin und Wien, 5 : 605-656.
- ROBINSON, P. L., 1967. — The evolution of the Lacertilia. *In* : Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés). CNRS éd. : 395-407.
- ROMER, A. S., 1956. — Osteology of the Reptiles. University of Chicago Press.
- SENN, D. G., et G. NORTHCUTT, 1973. — The forebrain and midbrain of some Squamates and their bearing on the origin of Snakes. *J. Morph.*, **140** (2) : 135-152.
- SEVERTSOV, A. N., 1931. — Studien über die Reduction der Organe der Wirbeltiere. *Zool. Jb. Abteilungen Anatomie*, **53** : 611-699.
- SMALIAN, C., 1885. — Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden. *Z. wiss. Zool.*, **42** : 125-202.
- STOKELY, P. S., 1947. — Limblessness and correlated changes in the girdles of a comparative morphological series of lizards. *Am. Midl. Nat.*, **38** : 725-754.
- SUKHANOV, V. B., 1961. — Some problems of phylogeny and system of Lacertilia seu Sauria. *Zool. J. Akad. Nauk. SSR*, **40** : 73-83.
- UNDERWOOD, G., 1957. — On lizards of the family Pygopodidae. A contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. *J. Morph.*, **100** (2) : 207-268.
- 1967. — A contribution to the classification of Snakes. British Museum : 179 p.
- VANZOLINI, P. E., 1951. — A systematic arrangement of the family Amphisbaenidae (Sauria). *Herpetologica*, **7** (3) : 113-123.
- WALLS, G., 1940. — Ophthalmological implications for the early history of Snakes. *Copeia* : 1-8.
- WILLIAMS, G. C., 1966. — Adaptation and Natural Selection. A critique of some Current Evolutionary Thought. Princeton University Press, New Jersey, 307 p.
- ZANGERL, R., 1945. — Contributions to the osteology of the post-cranial skeleton of the Amphisbaenidae. *Am. Midl. Nat.*, **33** : 764-780.

Manuscrit déposé le 13 juin 1978.